ПАРАЗИТОЛОГИЯ, 29, 5, 1995

УДК 576.845.122.1 : 597.883.1

© 1995

ВЛИЯНИЕ ПОЛА И ВОЗРАСТА ХОЗЯЕВ НА СТРУКТУРУ ПОПУЛЯЦИИ ПАРАЗИТА (НА ПРИМЕРЕ СУДАКА И МОНОГЕНЕИ ANCYROCEPHALUS PARADOXUS)

В. К. Старовойтов

Получены данные, позволяющие утверждать, что *Ancyrocephalus paradoxus* имеет две генерации на сеголетках судака *Stizostedion lucioperca* и три – на рыбах более старших возрастов. Наименьшая численность червей на жабрах судаков отмечена летом при наиболее высоких температурах воды. Выявлена роль пола рыб в процессах накопления и передачи паразитов новой генерации хозяев: незначительное в среднем преобладание паразитов на самцах рыб становится существенным как по индексу обилия, так и по коэффициенту аггрегированности в период нереста, когда самцы охраняют гнездо и молодь.

Анализ возрастной структуры популяции паразитов чрезвычайно важен при популяционных исследованиях, связанных с определением числа генераций паразитов, продолжительности жизни, сроков заражения и других вопросов их экологии.

В качестве объекта исследования был использован облигатный паразит жабр судака *Ancyrocephalus paradoxus* Creplin, 1839.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

До настоящего времени нет единой методики, которая могла бы служить основой при выделении возрастных групп гельминтов. Некоторые авторы (Изюмова, Жарикова, 1985; Иешко, 1988) предлагают разделять червей на две возрастные группы: неполовозрелые и половозрелые. Кашковский (1982) выделил три возрастные группы *Dactylogyrus amphibothrium*: только что осевшие постларвы, неполовозрелые черви со светлыми желточниками и половозрелые гельминты.

Между 1-й и 2-й группами имеется группа червей с неразвитым прикрепительным аппаратом (Кашковский, 1982). Мы объединили в 1-ю группу только что осевших постларв и червей с несформировавшимся прикрепительным аппаратом (*PL* – на рис. 1–6). Вторая группа – черви с неразвитым желточным телом (*SA*), третья – взрослые черви (*A*). Для определения численности первой группы червей мы, используя методику Соусь (1985), помещали жабры на 5–10 мин в пресную воду. В течение этого времени постларвы и молодые черви с неразвитым прикрепительным аппаратом переходили с жабр в воду, где их легко обнаружить. Проверка показала, что они покидают жабры практически все. Ко 2-й возрастной группе отнесены паразиты, занимающие по своим размерам промежуточное положение между вышеупомянутыми молодыми паразитами и половозрелыми особями. У них светлые желточники, и тем самым они полностью соответствовали 2-й группе, по классификации Кашковского. К 3-й группе относили червей с темными желточниками, способных откладывать яйца при их помещении в солонки с пресной водой. Только в тех случаях, когда материал не было возможности обработать сразу, его фиксировали формалином для последующего изучения. Опыт оценки живого материала позволил без ошибок определять возраст фиксированных червей.

Материалом для изучения возрастной структуры группировок паразитов на сеголетках судака послужили сборы в Куршском заливе Балтийского моря (научная база АтлантНИРО, пос. Лесное) с мая по октябрь 1988 г. Хозяева были обследованы со стадии „*A*" (предличинка, 1-й день жизни). Ежемесячно исследовалось не менее 100 экз. сеголеток; всего вскрыто 614 рыб. Вылов молоди производили мальковым тралом, личинок и предличинок отлавливали на нерестилище судака марлевыми сачками. Видовой состав личинок устанавливали по „Определителю личинок и молоди пресноводных рыб" (Коблицкая, 1981).

Сезонные изменения возрастной структуры группировок *A. paradoxus* в 1986–1987 гг. изучали не только на сеголетках, но и на судаках в возрасте 6+–8+. Всего рыб этого возраста было вскрыто 464 экз.; как правило, ежемесячно вскрывали не менее 15 экз. судаков. У всех рыб определяли возраст, пол, вес, физиологическое состояние; отмечали также температуру воды.

Влияние пола хозяина на особенности его заражения анцироцефалюсами изучалось в 1984–1986 гг. Была проанализирована зараженность рыб 4+–9+ возраста, которых обследовали в течение всех сезонов. Всего было вскрыто 440 экз., из них самок – 244 и самцов – 196 экз.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

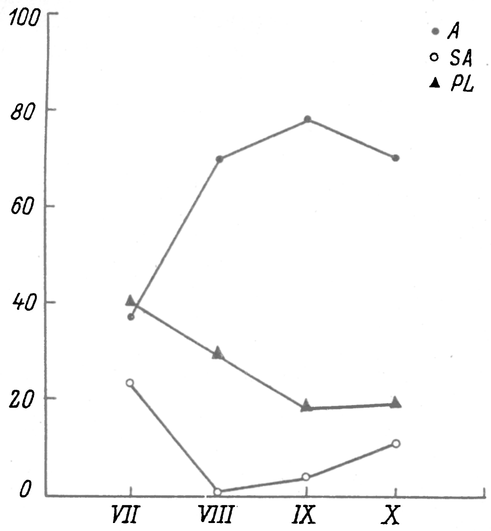
Первые молодые черви на жабрах мальков судака были отмечены в начале июля, при средней длине рыб 40 мм (Старовойтов, 1986).

Анализ графика изменений возрастной структуры популяции *A. paradoxus* с сеголетков судака (рис. 1) на протяжении летне-осеннего сезона показывает, что в течение первого года жизни хозяина соотношение возрастных групп паразитов меняется. Начиная с июля по сентябрь происходит плавное снижение доли молодых червей, и в сентябре–октябре их доля в популяции стабилизируется на относительном минимуме. В то же самое время у неполовозрелых *A. paradoxus* (*SA* на рис. 1) наблюдается несколько иная картина: после снижения в августе, их доля плавно растет все оставшиеся месяцы, достигая в октябре 10 %. Доля половозрелых червей в общем составе популяции растет вплоть до сентября и немного снижается в октябре.

Сравнивая плавный подъем относительного обилия особей 2-й возрастной группы червей начиная с августа и довольно резкое падение доли молодых червей (рис. 1, *PL*) с июля по сентябрь со стабилизацией доли молоди в октябре при одновременном сокращении доли половозрелых червей (рис. 1, *A*) в конце наблюдений (октябрь), можно с известной уверенностью утверждать, что эти процессы определяются появлением второй генерации анцироцефалюсов в течение сезона. В октябре накопление молоди уменьшено, взрослые черви на сеголетках, видимо, отмирают, а превращение молоди в неполовозрелые формы (*PL* в *SA* – рис. 1) продолжает происходить.

Наиболее вероятное объяснение подобной картины – это появление второй генерации паразитов на сеголетках судака в течение одного года.

Изменение возрастной структуры популяции паразитов по сезонам – одна из важнейших характеристик, позволяющая глубже познать хозяинно-паразитные отношения (Бауер, 1980). Литературных данных по возрастной структуре популяций моногеней крайне мало. Некоторые исследователи (Halvorsen, 1969; Хотенов-



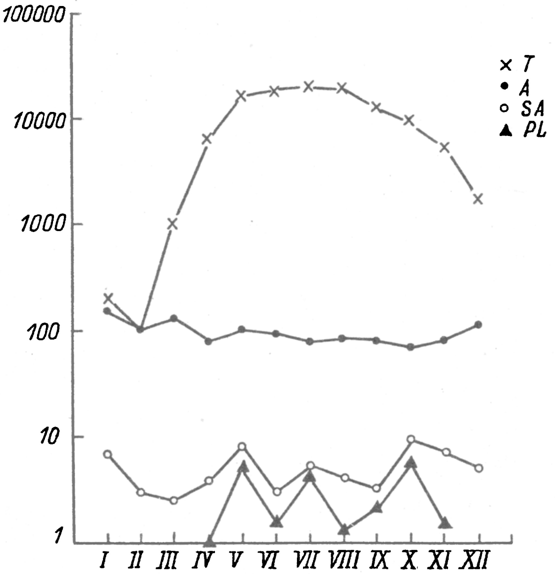


Рис. 1. Возрастная структура популяции *A. paradoxus* на сеголетках судака в течение сезона.

По оси абсцисс — месяцы; по оси ординат — доля паразитов разных возрастов, %; *PL* — молодые (postlarvae); *SA* — неполовозрелые (subadultus); *A* — половозрелые особи (adultus).

Fig. 1. Age structure of the population *A. paradoxus* in the one year old pikeperches during a season.

Рис. 2. Возрастная структура популяции *A. paradoxus* на рыбах в возрасте 6+–8+.

По оси ординат — индексы обилия паразитов разного возраста и температура (T) в логарифмической шкале. Показания температуры увеличены в тысячу раз. Остальные обозначения такие же, как на рис. 1.

Fig. 2. Age structure of the population *A. paradoxus* in the fishes of the age 6+–8+.

ский, 1977; Доровских, 1988, и др.) считают, что у диплозоонов одна генерация в году. На наличие двух генераций в году у *Dactylogyrus amphibothrium* с ерша указывает Кашковский (1982). Каримов отмечает, что паразит маринки *Paradiplozoon schizotharazi* также дает две генерации за год. Аналогичные данные были получены и для других видов с самых разных хозяев (Изюмова, Жарикова, 1985; Chubb, 1977; Иешко, 1988). Доровских (1988) показал, что 7 из 12 изученных им моногеней также имеют две генерации за год.

Имеются также данные (Chubb, 1977; Изюмова, Жарикова, 1985), свидетельствующие о наличии у некоторых моногеней трех генераций в течение года. При этом третье поколение появляется или в зимние месяцы (декабрь–январь), или ранней весной (март–апрель). Данных о сезонном изменении возрастной структуры *A. paradoxus* крайне мало (Герасев, Старовойтов, 1991).

Результаты исследования сезонного изменения возрастной структуры паразитов представлены на рис. 2. Первые молодые особи анцироцефалюс на жабрах судаков возраста 6+–8+ были отмечены в апреле при температуре воды 6–7°. Анализ динамики изменений возрастной структуры группировок гельминтов позволяет утверждать, что в течение года на рыбах старших возрастов сменяется три генерации *A. paradoxus*. Совпадающие весенний, летний и осенний пики численности молоди (*PL*) и неполовозрелых червей (*SA*) в мае, июле и октябре подтверждают наличие этих трех генераций.

Судя по рис. 2, обилие взрослых червей стабильно в течение всего года, более того, в зимние месяцы их индексы обилия несколько выше летних. Падение обилия неполовозрелых форм в ноябре–декабре сопровождается ростом обилия взрослых червей, что говорит о продолжении их развития в первый зимний месяц в относительно теплой (+1–+2°) воде. Напротив, в январе–феврале при минимальных температурах воды индекс обилия снижается и у половозрелых, и у неполовозрелых (рис. 2), причем гибель первых продолжается дольше. Это позволяет предположить, что взрослые черви не менее чувствительны к низким температурам, чем неполовозрелые.

Обращает на себя внимание тот факт, что пики численности неполовозрелых гельминтов в мае и октябре значительно выше июльского. Можно полагать, что летом при максимальных температурах воды (+25–+27°) популяция червей находится в угнетенном состоянии, так как этот вид, по-видимому, относится к числу холодолюбивых. Это хорошо согласуется с нашими данными об оптимальной для кладки яиц температуре воды – +14–+17°.

При том, что все три пика численности постларв анцироцефалюсов примерно одинаковы по высоте (рис. 2), у неполовозрелых стадий летний пик заметно уступает весеннему и осеннему. При этом разность между численностью неполовозрелых (*SA*) и молодых (*PL*) паразитов в весеннем и осеннем пиках составляет 3 и 3.5, в то время как в летнем она равна 1.1. Это говорит о том, что либо для популяции *A. paradoxus* в летнее время наиболее уязвимым звеном является переход от постларвы к неполовозрелому состоянию, либо о весьма значительной чувствительности неполовозрелой стадии (*SA* – рис. 2) к летним температурам. Отсутствие ожидаемых, запаздывающих на месяц пиков обилия взрослых червей вслед за пиками обилия неполовозрелых форм объясняется, возможно, тем, что в летние месяцы интенсивность процессов пополнения и отмирания половозрелых особей примерно одинакова.

Анализ графиков сезонных изменений возрастной структуры группировок паразитов у сеголеток и взрослых рыб (рис. 1, 2) показывает, что генерации *A. paradoxus* у сеголеток перекрываются таковыми у взрослых рыб. Такое независимое существование генераций у сеголеток и взрослых рыб, вероятно, является одним из механизмов, способствующих сохранению популяции паразитов.

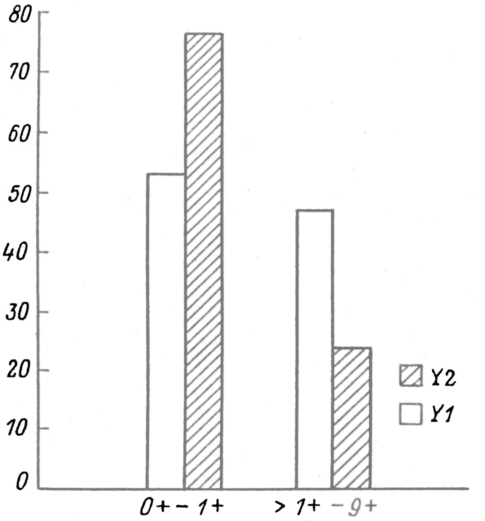
Различия в размерно-возрастной структуре группировок паразитов рыб разных возрастных групп позволяют установить, какие из них играют главную роль в поддержании стабильной численности популяции, а какие играют дополнительную роль, обеспечивая при этом расселение вида.

Многочисленные литературные данные подтверждают правило Догеля (1948) о возрастных изменениях паразитофауны рыб; им были выделены три основные группы паразитов: 1-я – численность паразитов растет с возрастом хозяина, 2-я – численность паразитов убывает, 3-я – численность не зависит от возраста хозяина.

Исследования Пронина и Шахдурова (1977) показали, что у окуня с возрастом интенсивность заражения моногенеями *Ancyrocephalus percae* снижается. Имеется еще ряд работ, в которых упоминается прямая зависимость между возрастом рыб и интенсивностью заражения их моногенеями (Гусев, Кулемина, 1971; Юнчис, 1972, и др.).

До наших исследований данные о зависимости численности *A. paradoxus* от возраста хозяина практически отсутствовали (Герасев, Старовойтов, 1991). В настоящей работе дан детальный анализ исследований соответствия возраста рыб и обилия паразита.

Общий запас анцироцефалюсов на судаках всех возрастов (произведение индекса обилия по каждой возрастной группе на всех рыб соответствующего возраста) равен 258.4×10^6. 52 % всех паразитов приходится на рыб в возрасте „0–1+” (рис. 3), доля которых от общего числа рыб (8–9 млн. – по среднемноголетним данным) составляет 76.3 %.



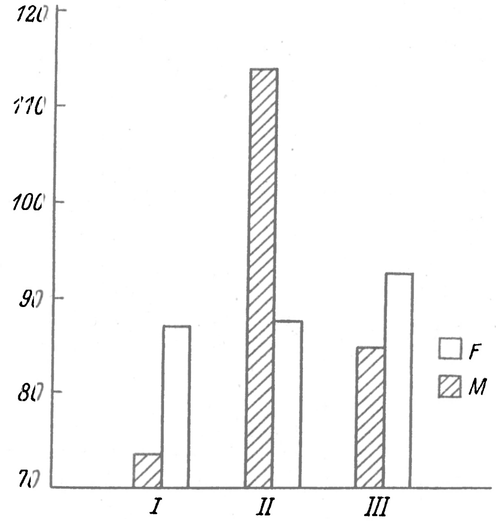


Рис. 3. Соотношения численности *A. paradoxus* (*Y1*) на рыбах разных возрастов и численности судака этих же возрастов во всей акватории залива (*Y2*).

По оси абсцисс — возраст рыб; по оси ординат — доля паразитов и рыб, %.

Fig. 3. The ratio of the abundance of *A. paradoxus* (*Y1*) in fishes of certain ages and the abundance of pikeperches of respective ages in all aquatory of the bay (*Y2*).

Рис. 4. Интенсивность *A. paradoxus* самок и самцов судака в преднерестовый (*I*), нерестовый (*II*) и посленерестовый (*III*) периоды.

По оси абсцисс — периоды; по оси ординат — величины индекса обилия паразитов на рыбе; *M* — самцы, *F* — самки.

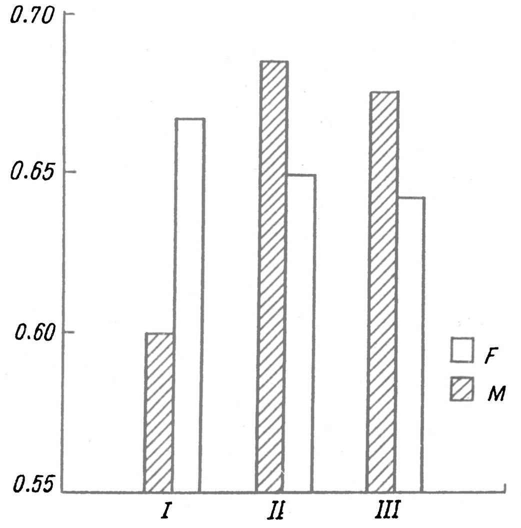
Fig. 4. The intensivity of the infection rate with *A. paradoxus* in males and females of the pikeperch in prespawning (*I*), spawning (*II*) and afterspawning (*III*) periods.

Вероятно, высокая численность паразитов именно на молоди рыб способствует расселению вида *A. paradoxus*, тогда как вторая возрастная группа рыб, более стабильная во времени и пространстве, играет главную роль в сохранении устойчивости популяции паразитов.

Работ, посвященных влиянию пола хозяина на зараженность моногенеями, немного (Марков и др., 1963; Kennedy, 1968; Банина, Исаков, 1972; Аникиева, Малахова, 1982; Жарикова, 1984а, 1984б, и др.). Данные о зависимости зараженности судака *A. paradoxus* от пола хозяина отсутствуют.

Мы полагаем, что особенности поведения самцов и самок судака на нересте, их физиологическое состояние могут оказать определенное влияние на интенсивность их заражения *A. paradoxus*. Как известно, самцы судака приходят на нерест примерно на две недели раньше самок (Константинов, 1957), сооружают гнездо и ждут самок. На подходе к нерестилищу, непосредственно на нересте и некоторое время после него, самец не питается (Никольский, 1971). Остается он на нерестилище и после нереста, охраняя икру и личинок. Самка в отличие от самца сразу же после нереста уходит с нерестилища. Учитывая разницу в поведении рыб в период нереста, нами была предпринята попытка сравнить зараженность рыб обоих полов перед нерестом, на нересте и после него. Результаты представлены на рис. 4.

В преднерестовый период (апрель) наблюдается достоверное падение зараженности у рыб обоего пола по сравнению с таковой зимой и среднегодовыми показателями. Такое снижение связано с элиминацией перезимовавших половозрелых



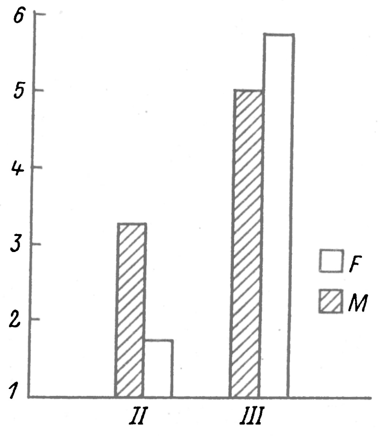


Рис. 5. Коэффициент агрегированности *A. paradoxus* на судаках в преднерестовый, нерестовый и посленерестовый периоды.

По оси ординат — величины коэффициента агрегированности. Остальные обозначения, как на рис. 4.

Fig. 5. The aggregation coefficient of *A. paradoxus* in pikeperchs in prespawning, spawning and afterspawning periods.

Рис. 6. Индексы обилия молодых и неполовозрелых *A. paradoxus* (вместе) на судаках разного пола в период нереста и после него.

Обозначения, как на рис. 4.

Fig. 6. Indices of abundence of young and immatural *A. paradoxus* (together) in pikeperches of different sex in the period of spawning and after it.

особей (рис. 2). Увеличение зараженности самцов судака в нерестовый период (май) по сравнению с самками, возможно, связано с ослаблением самцов в результате длительного голодания, ухудшением их физиологического состояния, снижением резистентности организма. Находясь долгое время на мелководье, малоподвижный судак является хорошей мишенью для онкомирацидиев *A. paradoxus*.

Разница в интенсивности заражения самцов и самок судака в преднерестовый, нерестовый и постнерестовый периоды (рис. 4) побудила нас дополнительно использовать метод прямой оценки агрегации паразитов, предложенный сотрудником ГЕЛАН Ахмедовым (личное сообщение). Этот метод позволяет с помощью коэффициента агрегированности с достаточной степенью уверенности определять наибольшую долю паразитов в наименьшей доле хозяев.

Анализ данных на рис. 4 и 5 показывает, что у самок судака как интенсивность инвазии, так и коэффициент агрегации колеблются слабо. У самцов в нерестовый период наряду со статистически достоверным увеличением интенсивности заражения *A. paradoxus* увеличивается и коэффициент агрегации. Анализ возрастного состава популяции паразита на самцах и самках судака в период размножения показывает, что не только растет общая зараженность самцов, не только растет агрегированность паразитов на них, но и увеличивается доля молодых особей *A. paradoxus* именно на самцах судака. В отличие от самок самцы не только охраняют гнездо и молодь, но и служат основным источником инвазии для следующего поколения рыб. Так, доля молодых паразитов на самцах почти вдвое выше, чем на самках (рис. 6). В посленерестовый период доля молодых *A. paradoxus* на рыбах обоего пола практически выравнивается.

Палинг (Paling, 1965) приводит данные о том, что половозрелые (5–7-летние) самцы форели почти в два раза сильнее заражены моногенеями, чем самки. Жарикова (1984б) показала, что самцы леща с мая по август заражены дактилогирусами сильнее, чем самки. Как одну из возможных причин, объясняющих это явление, автор указывает гормональное воздействие хозяина на паразитов. Влияние гормонов хозяина на гельминтов было экспериментально показано Лисом и Бассом (Lees, Bass, 1960), доказавшими, что у лягушек женские гормоны снижают уровень их зараженности трематодами и некоторыми видами нематод, а гормоны самцов, наоборот, способствуют увеличению инвазии. Аналогичную описанной нами для судаков ситуацию как в поведении самцов бычков-песочников, так и в интенсивности их заражения в нерестовый период наблюдала Найденова ((1974).

Таким образом, малосущественные в течение года отличия в зараженности самцов и самок судака становятся весьма значительными в нерестовый период, когда решается важнейшая задача для популяции паразитов – заражение новой генерации хозяев. Этому в значительной мере способствуют особенности поведения хозяев – длительная (до 2 мес.) задержка самцов на нерестилищах, где они сменяют друг друга. Именно самцы обеспечивают при этом эффективное заражение молоди, на долю которой, как уже говорилось выше, приходится более половины всей популяции паразитов.

Список литературы

Аникиева Л. В., Малахова Р. П. Распределение цестоды Proteocephalus exiguus в зависимости от возраста и пола хозяина // Гельминты в пресноводных биоценозах. М.: Наука, 1982. С. 68–73.

Банина Н. Н., Исаков Л. С. Опыт экологического анализа паразитофауны колюшки // Изв. ГосНИОРХ. 1972. Т. 80. С. 89–113.

Бауер О. Н. Популяционная экология паразитов рыб, состояние и перспективы // Паразитол. сб. Л., 1980. Т. 29. С. 24–34.

(Герасев П. И., Старовойтов В. К.) Gerasev P. I., Starovoitov V. K. The number of generations in freshwater monogeneans per year // J. Fish Biol. 1991. Vol. 38. P. 159–163.

Гусев А. В., Кулемина И. В. Анализ изменчивости признаков, поведения и цикла развития моногеней в связи с возрастом хозяина // Паразитология. 1971. Т. 5, вып. 4. С. 320–329.

Догель В. А. Итоги и перспективы паразитологических исследований в Ленинградском университете // Вест. ЛГУ. 1948. Т. 3. С. 31–39.

Доровских Г. Н. Паразиты рыб бассейна среднего течения реки Вычегды (фауна, экология, зоогеография): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1988. 23 с.

Жарикова Т. И. Распределение дактилогирид в популяциях леща в зависимости от пола этого хозяина // Вопросы экологической гельминтологии. Ярославль, 1984а. С. 27–30.

Жарикова Т. И. Зараженность леща (Abramis brama) моногенеями рода Dactylogyrus в зависимости от пола хозяина // Зоол. журн. 1984б. Т. 63, вып. 12. С. 1779–1783.

Иешко Е. П. Популяционная биология гельминтов рыб. Л.: Наука, 1988. 118 с.

Изюмова Н. А., Жарикова Т. И. О возрастной структуре популяций дактилогирид клеща Волжского плеса Рыбинского водохранилища // Матер. науч. конф. Всес. о-ва гельминтол. Москва, декабрь 1985 г. М., 1985. Вып. 35. С. 45–52.

Каримов С. Б. Особенности заражения обыкновенной маринки Schizothorax intermedius моногенеей Paradiplozoon schizothorazi в термальном роднике (Северный Таджикистан) // Паразитология. 1989. Т. 23, вып. 5. С. 395–398.

Кашковский В. В. Сезонные изменения возрастной структуры популяции Dactylogyrus amphibothrium (Monogenea, Dactylogiridae) // Паразитология. 1982. Т. 16, вып. 1. С. 35–40.

Коблицкая А. Ф. Определитель молоди пресноводных рыб. М.: Легкая и пищ промыш., 1981. 208 с.

Константинов К. Г. Сравнительный анализ морфологии и биологии окуня, судака и берша на разных этапах развития // Тр. ИЭМиЭЖ им. Северцева. 1957. Вып. 16. С. 181–236.

Марков Г. С., Трусов В. З., Решетникова А. В. Различия в зараженности самцов и самок русского осетра // Матер. 18-й науч. конф. Волгоград, 1963.

Найденова Н. Н. Паразитофауна рыб семейства бычковых Черного и Азовского морей. Киев: Наук. думка, 1974. 184 с.

Никольский Г. В. Частная ихтиология. М.: Изд-во Высш. шк., 1971. 471 е.

Пронин Н. М., Шахдурова Б. Х. Возрастные изменения паразитофауны окуня озера Гусиное // Тр. Бурят. НИИ ест. наук. 1977. Вып. 18. С. 56—67.

Соусь С. М. Методы сбора постларвальных стадий моногеней и продолжительное их хранение на погибшей рыбе // 8-е Всесоюз. совещ. по паразитам и болезням рыб. Астрахань, апрель 1985 г. Л., 1985. С. 128—129.

Старовойтов В. К. Об особенностях заражения и локализации Ancyrocephalus paradoxus в зависимости от возраста хозяина // Матер. X конф. УРНОП. Одесса, октябрь 1986 г. Ч. 2. Киев: Наук. думка, 1986. С. 235.

Хотеновский И. А. Циклы развития моногеней и степень их изученности // Исслед. моногеней в СССР. Матер. Всес. симпоз. по моногенеям. Ленинград, ноябрь 1977 г. Л., 1977. С. 55—61.

Юнчис О. Н. Влияние погодных условий разных лет на зараженность молоди плотвы озера Врево отдельными паразитами // Изв. ГосНИОРХ. 1972. Т. 80. С. 70—80.

Chubb J. C. Seasonal occurence of helminths in freshwater fishers. Pt. 1. Monogenea // Adv. in Parasitol. 1977. Vol. 15. P. 133–199.

Halvorsen O. Studies of the helminth fauna of Norway. XIII. Diplozoon paradoxum Nordmann, 1832, from roach, Rutilus rutilus (L.), bream, Abramis brama (L.) and hybrid of roach and bream. Its morphological adaptability and host specificity // Nytt. Mag. Zool. 1969. Vol. 17. P. 93–103.

Kennedy C. R. Population biology of the cestoda Caryophyllaeus laticeps (Pallas, 1871) in dace Leuciscus leuciscus (L.) of the river Avon // J. Parasitol. 1968. Vol. 54. P. 538–543.

Lees E., Bass L. Sex hormones as a possible factor influencing the level of parasitization in frogs // Nature. 1960. Vol. 188. P. 1207–1208.

Paling J. E. The population dinamics of the monogenean gill parasite Discocotyle sagittata Leuckart on Windermere trout, Salmo trutta L. // Parasitol. 1965. Vol. 55. P. 667–694.

АтлантНИРО, Калининград, 236000

Поступила 30.01.1994

AN INFLUENCE OF HOST SEX AND AGE ON THE PARASITE POPULATION STRUCTURE (WITH AN EXAMPLE OF THE PIKEPERCH STIZOSTEDIUM LUCIOPERCA AND THE MONOGENEAN ANCYROCEPHALUS PARADOXUS)

V. K. Starovoitov

Key words: Monogenea, *Ancyrocephalus paradoxus*, population structure.

SUMMARY

It has been demonstrated that *A. paradoxus* has two generations during a year in *S. lucioperca* of the age 0+ and three ones in older fishes (1+–9+). The lower parasite abundance on *S. lucioperca* gills was observed in the summer under the highest water temperature. The important role of *S. lucioperca* males for the enhancement and distribution of the parasites among young fishes of the next generation have been demonstrated. Unimportant average prevelence of *A. paradoxus* among fish males became quite significant during the period of the sexual activity of males: abundance index and coefficient of aggregation (according Ackundoff) became much higher in males than in females during a spawning period. It is concluded that heavily infected males are the main source of the young fish invasion during the fish-nest and fry guardian periods.